

Revista Chilena de Historia Natural 80: 157-171, 2007

ARTÍCULOS/ARTICLES

***Hippidion saldiasi* Roth, 1899 (Mammalia, Perissodactyla) en el Pleistoceno tardío de Calama, norte de Chile**

Late Pleistocene *Hippidion saldiasi* Roth, 1899 (Mammalia, Perissodactyla) from Calama, northern Chile

MARÍA TERESA ALBERDI¹, JOSÉ LUIS PRADO², PATRICIO LÓPEZ³, RAFAEL LABARCA⁴ & ISMAEL MARTÍNEZ⁵

¹ Departamento de Paleobiología, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC. José Gutiérrez Abascal, 2. 28006- Madrid, España; e-mail: malberdi@mncn.csic.es

² Facultad de Ciencias Sociales, Universidad Nacional del Centro (INCUAPA), Departamento de Arqueología. Del Valle, 5737, 7400 Olavarría, Argentina, e-mail: jprado@soc.unicen.edu.ar

³ Facultad de Estudios del Patrimonio Cultural, Área de Arqueología, Universidad Internacional SEK, Campus Parque Arrieta, Avenida José Arrieta 10000, Peñalolén, Santiago de Chile; e-mail: patricio.lopez@sekmail.com

⁴ Juan Moya 910, Ñuñoa, Santiago de Chile, e-mail: r.labarca.e@gmail.com

⁵ Avenida Irarrázaval 2061, Departamento 408, Ñuñoa, Santiago de Chile; e-mail: ismart68@gmail.com

RESUMEN

Se describen restos del género *Hippidion* procedentes de la zona del desierto de Atacama (Calama, Segunda Región de Chile). El conjunto analizado corresponde a un esqueleto bastante completo proveniente del yacimiento Betecsa 1, así como escasas unidades del yacimiento Kamac Mayu. En ambos sitios se identifica *H. saldiasi*. A partir de dos dataciones radiométricas por AMS del ejemplar estudiado, los restos se sitúan estratigráficamente en el Pleistoceno Superior (21.070 ± 100 AP y 21.380 ± 100 ^{14}C AP). Se infieren datos ambientales y de dieta a partir de análisis de isótopos estables en los restos de *Hippidion saldiasi* del sitio Betecsa 1 cuyo valor de $\delta^{13}\text{C}$ en hueso fue de $-15,45$ y el valor en esmalte de dientes fue de $-16,68$, sugiriendo una alimentación con pastos C_3 . El cráneo recuperado es el primero conocido de esta especie.

Palabras clave: *Hippidion saldiasi*, Mammalia, Perissodactyla, Pleistoceno, Chile.

ABSTRACT

This paper describes the *Hippidion* bones recovered from the Atacama Desert (Calama, Second Region of Chile). The analyzed assemblage corresponds to a nearly complete skeleton from Betecsa 1 site and more poorly preserved remains

from Kamac Mayu site. In both *H. saldiasi* is identified. Two ^{14}C radiometric determinations indicate late Pleistocene age for these remains ($21,070 \pm 100$ BP and $21,380 \pm 100$ BP). Environmental and diet inferences from stable isotope analysis are also presented. The $\delta^{13}\text{C}$ value from Betecsa 1 horses (-15.45 from bone sample and -16.68 from enamel sample) suggest a dietary adaptation exclusively C_3 feeders. This is the first skull and associated skeleton recovered of this species.

Key words: *Hippidion saldiasi*, Mammalia, Perissodactyla, Pleistocene, Chile.

INTRODUCCIÓN

Los équidos tienen su origen en el Eoceno del Hemisferio Norte y no alcanzan América del Sur hasta el establecimiento del istmo de Panamá, que se conoce como el "Gran Intercambio Biótico Americano", que tuvo lugar durante el límite Plioceno-Pleistoceno en torno a 2,5 Ma (Marshall et al. 1982, Webb 1991, Prado et al. 1998, Alberdi & Prado 2004).

En Chile, el registro de caballos fósiles es escaso y fragmentario, corresponde a restos dispersos que proceden en su mayoría de hallazgos fortuitos o de sitios arqueológicos asignados al Pleistoceno tardío (Casamiquela 1999, Alberdi & Prieto 2000, Frassinetti & Alberdi 2001). Las localidades más importantes están situadas en la parte central de Chile y en la Patagonia austral, en alturas no superiores a los 1.500 m (Alberdi & Frassinetti 2000, Frassinetti & Alberdi 2001).

De acuerdo a la reciente revisión de Alberdi (Alberdi & Frassinetti 2000, Alberdi & Prieto 2000), en Chile se constata la presencia de dos géneros de équidos extintos: *Equus* (*Amerhippus*) e *Hippidion*. De esta manera, *Equus* (*Amerhippus*) *andium* (Branco 1883) fue identificado en las localidades de Valle de Elqui (Cuarta Región de Chile) y La Calera (Lo Aguirre) (Quinta Región de Chile); *Equus* (*Amerhippus*) sp. en Chacabuco (Región Metropolitana), Taguatagua (Sexta Región de Chile), Huimpil (Novena Región de Chile) y Los Vilos (Cuarta Región de Chile). Restos provenientes de Conchalí y Colina (Región Metropolitana) fueron atribuidos a cf. *Equus* (*Amerhippus*) y los restos de San Bernardo (Región Metropolitana) quedaron simplemente como *Equus*. *Hippidion*, por su parte, está presente en Chacabuco, Santa Rosa de Chena (Región Metropolitana), Taguatagua, Tierras Blancas (Quinta Región de Chile) y en Patagonia. Los restos de Taguatagua fueron asignados a *Hippidion principale* (Lund 1846), mientras que los de Chacabuco, Santa Rosa de Chena y Patagonia Austral (Cueva del Medio, Cueva Lago Sofía 1 y 4; Alero Tres Arroyos 1, Cueva de La Ventana, Cueva de Los Chingues, Cueva del Milodón, Cueva Fell y Cueva Pali Aike) fueron asignados a *H. saldiasi* (Roth 1899). Los restos de Tierras Blancas fueron dejados como *Hippidion* sp.

El principal objetivo de este trabajo es describir en detalle los restos de un esqueleto de *Hippidion* casi completo proveniente del yacimiento Betecsa 1, así como tres restos procedentes del yacimiento Kamac Mayu, ambos ubicados en la ciudad de Calama (Segunda Región de Chile). Estos hallazgos conforman el primer registro bien documentado de équidos en el extremo norte de Chile. Particularmente, los restos de Betecsa 1 revisten sumo interés, ya que constituyen el único cráneo casi completo asignado a *Hippidion* encontrado en Chile. Los restos fueron recuperados en el marco de las tareas de rescate llevadas a cabo por dos de los autores en el proyecto inmobiliario de traslado de Chuquicamata a la ciudad del Calama (López & Labarca 2005).

Ubicación geográfica, estratigrafía y cronología

Los yacimientos paleontológicos de Betecsa 1 (22°26'30" S, 68°54'44" O) y Kamac Mayu (22°26'20" S, 68°54'40" O) se encuentran ubicados en el área del desierto de Atacama, concretamente en el sector de Calama (Segunda Región de Chile) ([Fig. 1](#)). Estos yacimientos se emplazan sobre una antigua cuenca fluvial distante aproximadamente 100 m del río Loa, con depósitos de gravas arenosas y arena. Según el informe geológico de Chong Díaz & Jensen (2004) en el sitio Kamac Mayu es posible diferenciar cuatro etapas de depositación: (i) una etapa lacustre, representada por una unidad litológica estratificada de marga pulverulenta con intercalaciones de diatomita, la cual según estos autores puede ser asignada a la Formación Chiu Chiu de edad Plio-Pleistoceno. Una segunda etapa de erosión cárstica (ii), constituida por una superficie de erosión formada por cavidades de disolución. La tercera etapa es de origen fluvial (iii) y está representada por depósitos de grava arenosa y arena que constituyen el relleno de una serie de canales originados sobre la formación cárstica. Esta etapa fue anterior al encajonamiento del actual río Loa y corresponde al momento en que se habrían depositado los restos fósiles. Por último, una etapa de cementación calcárea (iv) que tuvo origen en la precipitación de calcita en los espacios intergranulares provocando la cementación de los fragmentos de roca, formando una envoltura calcárea que cubre incluso los restos fósiles registrados en el sitio. La profundidad máxima de los depósitos portadores de fósiles es de aproximadamente 1,80 m ([Fig. 1](#)).

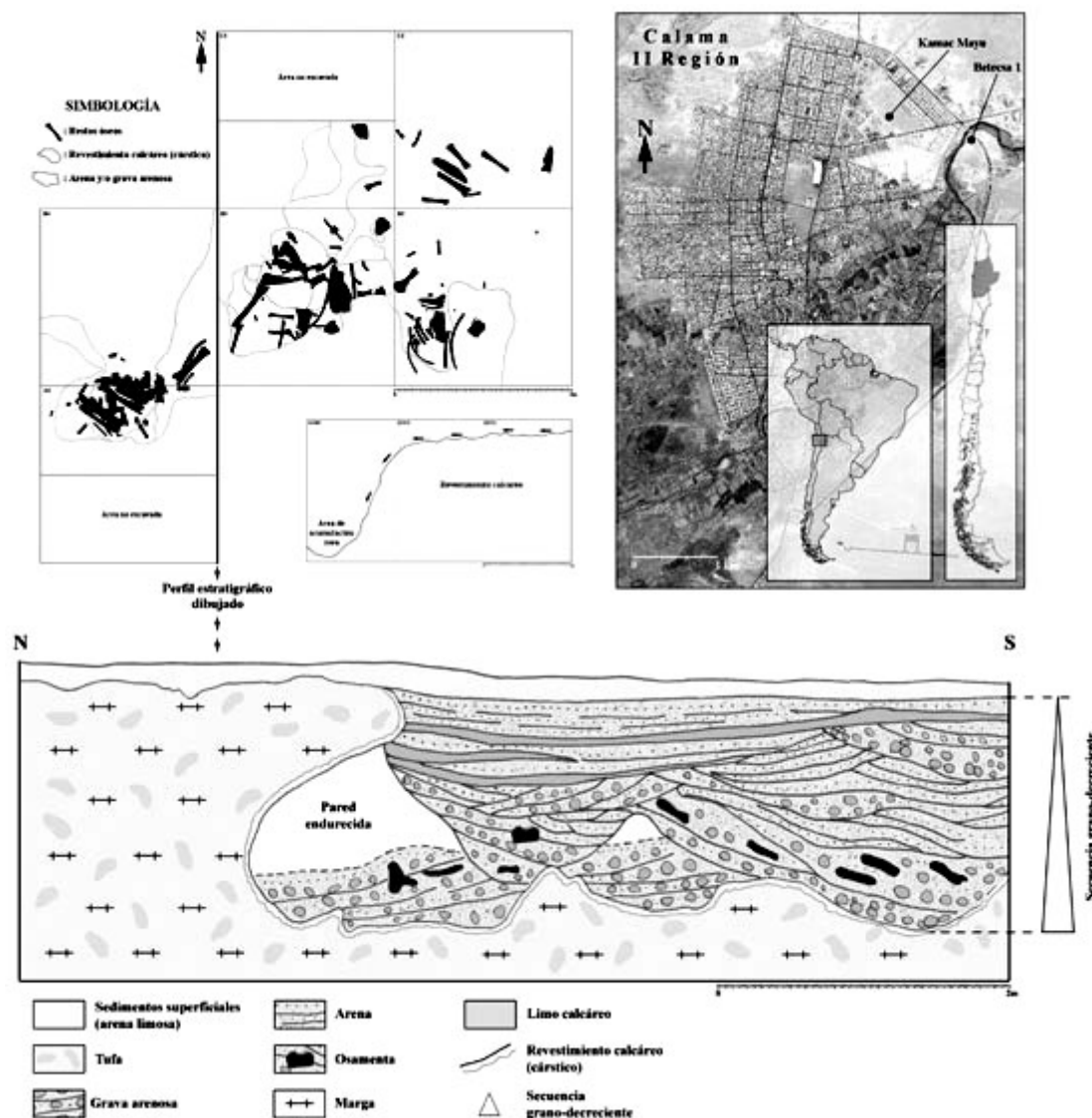


Fig. 1: Ubicación de los yacimientos de Betecsa 1 y Kamac Mayu en Calama (II Región). Detalle de la sección estratigráfica donde se exhumaron los restos de Kamac Mayu.

Betecsa 1 and Kamac Mayu location map in Calama (II Region). Detail of the plain view and the stratigraphic section from Kamac Mayu site.

En general, los restos óseos recuperados de ambos sitios no presentan signos de meteorización, lo que permite inferir una rápida depositación de los mismos. Sin embargo, se observan fracturas y deformaciones posiblemente producidas por la presión de los depósitos y signos de abrasión leve que indicarían desplazamiento fluvial de los huesos, aun cuando varios de ellos fueron registrados en posición anatómica (López & Labarca 2005).

Particularmente en Kamac Mayu, del mismo nivel donde provienen los restos de caballos, se recuperaron numerosos restos (122) asignados a *Macrauchenia* y algunas unidades de camélidos (12) que permitían inferir una edad Pleistoceno tardío para estos depósitos. Se realizaron dos dataciones radiocarbónicas por el método de AMS en el laboratorio "Centrum voor Isotopen Onderzoek" de Groningen, en Holanda. La datación realizada en el esmalte de un M3 derecho del esqueleto de Betecsa 1 (GrA-29389) dio una edad de 21.070 ± 100 ^{14}C AP; en

tanto que la datación sobre un fragmento de hueso del basicráneo del mismo esqueleto (GrA-29388) arrojó una edad de 21.380 ± 100 AP. Este fechado ubica al yacimiento de Betecsa 1 en el último máximo glacial (UMG) comprendido entre 23 Ka y 19 Ka en el Hemisferio Norte y que según algunos autores comienza con anterioridad en el Hemisferio Sur, en torno a 28 Ka (Vandergoes et al. 2005).

MATERIALES Y MÉTODOS

Del esqueleto procedente de Betecsa 1 se conserva el cráneo y la mandíbula. Al cráneo le falta la parte distal incluidos los cóndilos y el orificio occipital; y la mandíbula carece de las ramas ascendentes. Los maxilares conservan ambas series dentarias, el M3 derecho está aislado; y la serie mandibular izquierda está completa mientras que la derecha solo tiene los premolares. Se conservan algunos restos de vértebras y de costillas y ningún resto de la escápula ni de la pelvis. De las extremidades anteriores se dispone de los dos húmeros, el derecho entero; los dos radios, el izquierdo entero que conserva la ulna más o menos entera con el olécranon incluido; los metacarpianos McII, McIII, McIV derechos e izquierdos, los del lado izquierdo mejor conservados que los del derecho; además fueron recuperados un mágnium izquierdo, un pisiforme izquierdo, un navicular del carpo izquierdo, y dos segundas y dos terceras falanges del tercer dedo. De las extremidades posteriores disponemos del fémur derecho; de las tibia derecha e izquierda, la derecha completa; los dos calcáneos y los dos astrágalos, derechos e izquierdos; el navicular derecho; dos ectocuneiformes y un pequeño cuneiforme resultante de la fusión del primero y segundo tarsal.

De la localidad de Kamac Mayu se recuperaron únicamente un occipital, una tibia derecha entera y un McIII, con restos del McII y McIV que están incompletos. Los restos se encuentran depositados en las colecciones de la Universidad Internacional SEK, Santiago, Chile.

Para su determinación taxonómica, los restos se compararon con las colecciones de *Hippidion* procedentes de Tarija (Bolivia), de la provincia de Buenos Aires (Argentina), depositados en los Museos de La Plata (MLP), Museo Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (MCN), Museo de Ciencias Naturales "Lorenzo Scaglia" de Mar del Plata (MMP), así como con restos procedentes de las localidades chilenas depositados en el Museo Nacional de Historia Natural en Santiago (MNHN) y en el Instituto de la Patagonia en Punta Arenas, y los de las instituciones y museos de Brasil (Alberdi & Prado 1992, 1993, Alberdi & Prieto 2000, Frassinetti & Alberdi 2000, Alberdi et al. 2001, 2003).

Para su descripción y análisis morfométrico hemos seguido la nomenclatura y normas recomendadas en la "*Hipparion* Conference", celebrada en Nueva York en 1981 (Eisenmann et al. 1988, números entre paréntesis en el texto), así como los estudios previos realizados por Alberdi & Prado (1992, 1993). Todas las dimensiones están expresadas en milímetros. A fin de determinar sistemáticamente estos restos se realizó un análisis discriminante (AD) sobre los restos dentarios y de las extremidades y se utilizaron como datos de comparación la información dentaria y del esqueleto apendicular de las distintas especies del género *Hippidion* estudiados por Alberdi & Prado (1993). Los detalles sobre estos análisis se pueden encontrar en Marcus (1990) y Reyment (1991).

Sistemática paleontológica

Orden Perissodactyla Owen 1848, Familia Equidae Gray 1821, Subfamilia Equinae Gray 1821, Tribu Equini Gray 1821, Subtribu Pliohippina Prado & Alberdi 1996,

Género *Hippidion* Owen 1869, *Hippidion saldiasi* Roth 1899, 1899 *Onohippidium saldiasi* Roth, p. 448, pl. V, fig. 6.

Holotipo. Un MI-2 descrito y figurado por Roth (1899, Plancha V, figura 6), depositado en el Museo de La Plata (MLP 81-VI-28.8), Argentina.

Localidad tipo: Cueva del Milodón, Patagonia extraandina.

Distribución geográfica: en la región patagónica, localidades especificadas en Alberdi & Prieto (2000). También ha sido citado en Santa Rosa de Chena (Chile) por Alberdi & Frassinetti (2000).

Distribución estratigráfica: Edad Mamífero Lujanense.

Descripción: Betecsa 1: cráneo roto en su parte distal que conserva la cara completa con fosa preorbital dorsal medianamente grande (DPOF) y sencilla, sin bolsa posterior "pocket". Las fosas derecha e izquierda son prácticamente iguales (75 x 41 y 76 x 41, respectivamente) y el foramen infraorbital está en el borde inferior de la DPOF (la distancia entre la parte posterior de la fosa preorbital y el foramen infraorbital (34) es de 68 en el lado derecho y 60 en el izquierdo). La cavidad orbitaria es ligeramente mayor en el lado derecho (55/50,5) que en el izquierdo (51/49). La distancia entre la órbita y DPOF es de 30 y 28.5, respectivamente. No se conserva el meatus auditivo externo en ninguno de los dos lados del cráneo ([Fig. 2](#)). Dimensiones en la [Tabla 1](#).

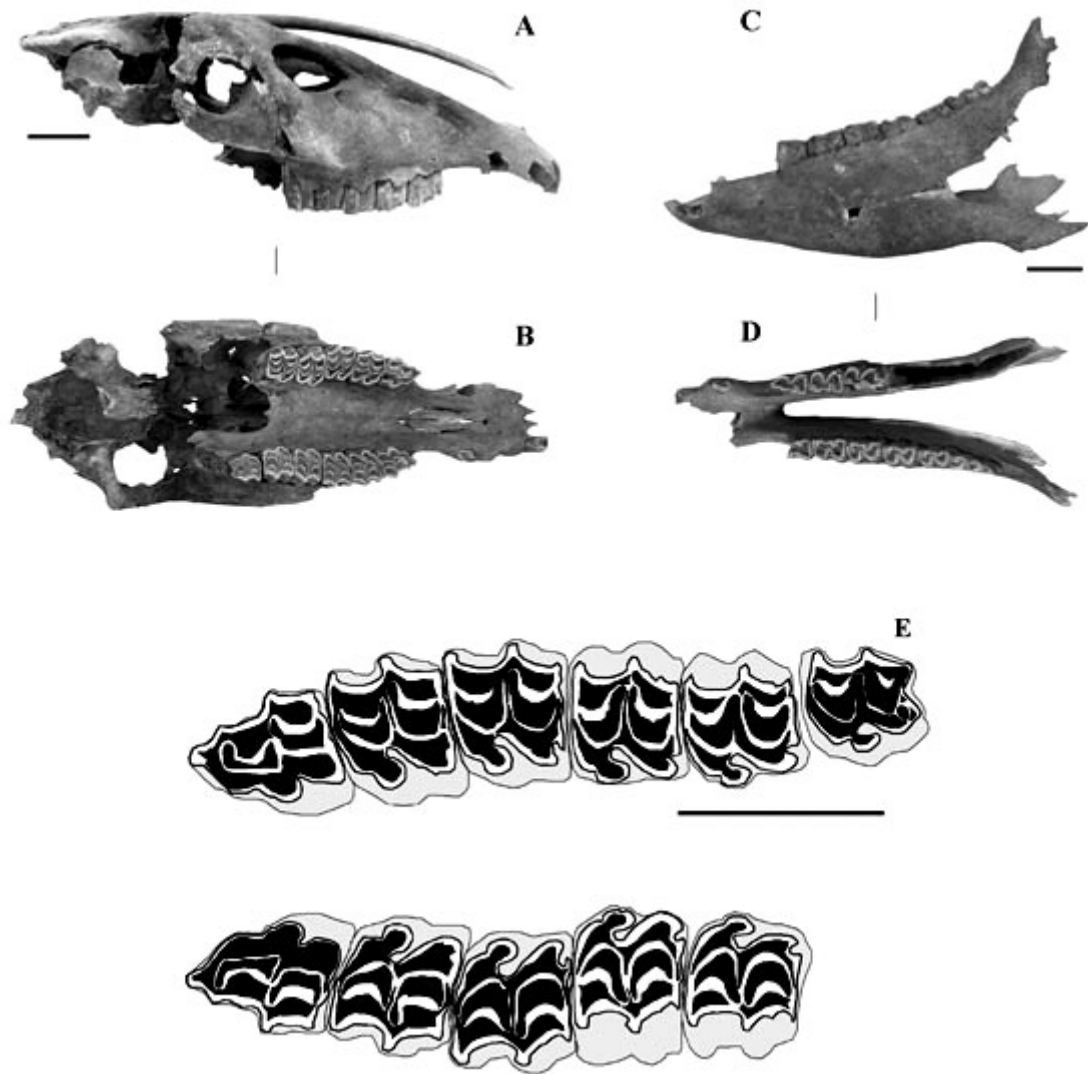


Fig. 2: Cráneo y mandíbula de *Hippidion saldiasi* procedente de Betecsa 1, Calama (II Región). A: vista lateral izquierda del cráneo; B: vista ventral con series dentarias del cráneo; C: vista lateral externa de la rama mandibular izquierda; D: vista ventral y series dentarias de la mandíbula; E: detalle en vista oclusal de las series dentales superiores. Escala = 5 cm.

Hippidion saldiasi cranium and mandible from Betecsa 1, Calama. A: Cranial left-lateral view; B: cranial ventral view with dental series; C: left mandibular ramus, lateral-external view; D: mandibular ventral view with dental series; E: occlusal view of the upper dental row. Scale = 5 cm.

TABLA 1

Dimensiones del cráneo y de la mandíbula de *Hippidion saldiasi* de Betecsa 1 (Calama, II Región, Chile). Nomenclatura siguiendo las normas recomendadas en la “*Hipparion Conference*” (Eisenmann et al. 1988), todas las dimensiones están expresadas en mm; (*) = dimensión aproximada

Hippidion saldiasi cranium and mandibular measurements from Betecsa 1 (Calama, II Region, Chile). Codes following the “*Hipparion Conference*” (Eisenmann et al. 1988). Dimensions in mm; (*) = approximated measure

		Cráneo																			
Lateralidad	Fosa	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	
Derecha	con POF	125,5	140			230*	485*	94,5	81,4	174,5				67	55	77	85	170*	185*	195	
Izquierda	con POF							94,2	80	173,7											
		20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	
Derecha	con POF	45 ca			370	215*	111			55	50,5	30			75	68	41	85		117,5*	
Izquierda	con POF						106			51	49			28,5	76	60	41	63	86	109,5	
		Mandíbula																			
Lateralidad		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14						
Derecha			107	92,5				74				122,5	92	62	89	33					
Izquierda				91	90	181															

Este espécimen corresponde a un individuo adulto-viejo. La retracción del nasal alcanza la parte distal de M3 en ambos lados. La cresta facial se inicia a nivel de P4-M1, en ambos lados. La zona del occipital está rota ([Fig. 2A](#)).

En vista ventral, la dentición está completa y el desgaste oclusal bastante avanzado, su morfología es de tipo primitivo, característica del género ([Fig. 2B](#)). No se observa el alvéolo de PI ni en la serie derecha ni en la izquierda. Los dientes yugales están todos recubiertos de abundante cemento. Los premolares (PP) son más grandes que los molares (MM), más bien robustos y cuadrangulares. El protocono (Pr) oval ligeramente redondeado, característico del género. Figuras bastante lisas sin formar grandes pliegues. Hipocono (Hy) prácticamente perdido en P2 y P3, con el seno distal bien marcado en P4, MI y M2, se encuentra aislado en el interior en los M3. Los pliegues de las fosetas son escasos, las figuras de la superficie oclusal son simples. Los estilos son más anchos en los premolares que en los molares ([Fig. 2E](#)).

La sínfisis curvada en su parte anterior, conserva el canino izquierdo, robusto y bastante gastado, y el 12 izquierdo también bastante gastado, del resto solo se conservan los alvéolos. La serie derecha tiene una longitud total de: P2-M3 = 174,5; P2-P4 = 94,5; M1M3 = 81,4; la serie izquierda de 173,7; 94,2 y 80, respectivamente ([Fig. 2E](#)). Dimensiones de los dientes en [Tabla 2](#). La distancia entre los puntos mesiales de P2 es de 71,5; la distancia del paladar a nivel de P4-M1 (13) 67; y posterior a M3 89 ca. La parte anterior del vómer llega a nivel del hypocono de M2.

La mandíbula también es de un animal muy viejo (el mismo animal) con un canino robusto y muy gastado ((f) de 19,2 x 13,5; también el hueso mandibular es robusto ([Fig. 2C](#), [Tabla 1](#)). La sínfisis está rota y solo conserva el canino derecho y los incisivos i1, i2 e i3 derechos, la longitud de la serie es de 40,8. La dentición está muy desgastada perdiéndose las figuras, la serie izquierda está completa y en la

derecha solo se conservan los premolares, no queda ninguna huella de que hayan tenido pl. La longitud total de la serie izquierda es p2-m3 = 181; p2-p4 = 91; ml-m3 = 90 y la serie derecha p2-p4 = 92,5. La longitud total de la mandíbula no pudo ser obtenida por carecer de las ramas ascendentes. La altura del cuerpo mandibular mesial a p2 (12) = 62, a nivel de p4-ml = 92, y a nivel posterior a m3 = 122,5. La longitud aproximada del hocico (2) es de 107 y su anchura aproximada (7) es de 74. La longitud de la sínfisis es de 89 ca y su mínima anchura de 33 (Fig. 2D).

Dimensiones de los dientes en [Tabla 2](#).

TABLA 2

Dimensiones de los dientes yugales del cráneo y de la mandíbula de *Hippidion saldiasi* de Betecsa I (Calama, II Región, Chile), depositados en las colecciones de la Universidad Internacional SEK, Santiago de Chile. Nomenclatura siguiendo las recomendaciones en la “*Hipparion* Conference”, celebrada en Nueva York en 1981 (Eisenmann et al., 1988): L, longitud mesio-distal en superficie oclusal; A, anchura buco-lingual en superficie oclusal; LPr, longitud mesio-distal del protocono en superficie oclusal; FPr, forma del protocono en superficie oclusal; Plc, número de pliegues caballinos; pls, pliegues; P/p, premolares superiores/inferiores; M/m, molares superiores/inferiores. Todas las medidas se encuentran en mm

Hippidion saldiasi length and width of cheek teeth measurements of cranium and mandible from Betecsa I and Kamac Mayu (Calama, II Region, Chile), stored at the International University SEK, Santiago, Chile. Codes following the “*Hipparion* Conference” (Eisenmann et al. 1988): L, mesio-distal length in occlusal surface; A, bucco-lingual breadth in occlusal surface; LPr, mesio-distal length of protocone on occlusal surface; FPr, protocone shape on occlusal surface; Plc, number of pli caballins; pls, fossette plications; P/p, upper/lower premolars; M/m, upper/lower molars. Dimensions in mm

Series superiores	L	A	Altura	LPr	FPr
P2 d	36,3	27,5		12,0	Oval-redondeado
P3 d	27,6	32,1		8,2	Oval-redondeado
P4 d	29,9	32,0		8,3	Oval-redondeado
M1 d	27,6	30,6		8,3	Oval-redondeado
M2 d	25,0	27,9		8,6	Oval-redondeado
M3 d	28,3	25,4		8,1	Oval-redondeado
P2 i	39,8	27,3		12,0	Oval-redondeado
P3 i	28,0	32,1		8,1	Oval-redondeado
P4 i	29,9	32,2		8,2	Oval-redondeado
M1 i	26,3	31,5		8,2	Oval-redondeado
M2 i	26,0	28,7		8,5	Oval-redondeado
M3 i	28,0	25,0	41,6	8,1	Oval-redondeado
Series inferiores	L	A	Altura	Postfléxico	Lazo
P2 d	32,4	18,5		4,0	13,6
P3 d	29,9	19,8		4,9	14,6
P4 d	30,4	20,2	38,0	6,1	12,9
P2 i	32,0	17,5		2,3	-
P3 i	29,8	19,6		4,5	14,8
P4 i	29,0	18,0		6,3	12,7
M1 i	26,1	17,4		3,7	11,8
M2 i	26,1	15,6		4,8	10,3
M3 i	34,2	13,5			10,9

Entre los restos del esqueleto apendicular destacan los restos de los huesos largos: el húmero, el radio, el fémur y la tibia completos, cuyas longitudes comparativamente con los otros restos de estos huesos indican que son más

pequeños que los especímenes conocidos de Tarija y de la provincia de Buenos Aires, y solamente la longitud de las tibias se encuentran entre las más pequeñas conocidas de Tarija (Tabla 3, Fig. 3). El húmero derecho está completo y el izquierdo tiene la articulación proximal incompleta (Fig. 3B); el radio izquierdo está entero y conserva la ulna bastante completa, mientras que del derecho solo se conserva la articulación distal (Fig. 3C-D); solo conserva el fémur derecho completo (Fig. 3E-F); la tibia derecha está entera mientras que de la izquierda se conserva la articulación distal; todos ellos presentan alteraciones de tipo artrítico (Fig. 3I-J).

TABLA 3

Dimensiones de los huesos largos de *Hippidion saldiasi* de Betecsa 1 y Kamac Mayu (Calama, Segunda Región de Chile), depositados en las colecciones de la Universidad Internacional SEK, Santiago, Chile. Nomenclatura siguiendo las normas recomendadas en la "Hipparion Conference", celebrada en Nueva York en 1981 (Eisenmann et al. 1988). Las dimensiones están expresadas en mm; i = izquierda; d = derecha

Hippidion saldiasi long bone measurements from Betecsa 1 and Kamac Mayu (Calama, Second Region of Chile), stored at the Internacional University SEK, Santiago de Chile. Codes following the "Hipparion Conference" (Eisenmann et al. 1988). Dimensions in mm; i = left; d = right

Huesos largos	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Húmero d	279,3	260	37	44,5	97,7	113,5	73,5	75,5	48	36	40	-
Húmero i	-	255	37,6	45,3	-	-	74	77	49	36	40	-
Radio i	265	255	42,7	25	76	42	84	63	35	78,5	27,5	17,2
Radio d	-	-	-	-	-	-	167	63	33,2	79	28	18
Fémur d	355,5	322	38,5	55,5	118	83	56	91,5	112	56	-	-
Tibia d	313	305,6	42,8	29	94	79	82	45	54	-	-	-
Tibia i	312	-	43,5	29	-	-	82,4	47	-	-	-	-



Fig. 3: Restos del esqueleto postcraneal de *Hippidion saldiasi* procedentes de Betecsa 1 y Kamac Mayu, Calama (II Región). Esqueleto de Betecsa 1: A: restos de la columna vertebral en posición anatómica; B: húmero derecho; C: radio + ulna izquierdos; D: radio izquierdo en vista anterior; E: fémur derecho en vista anterior; F: fémur derecho en vista posterior; G: articulación proximal de McIII derecho e izquierdo; H: vista anterior de McIII derecho e izquierdo, calcáneo derecho e izquierdo y astrágalo derecho e izquierdo; I: tibia derecha en vista posterior; J: tibia derecha en vista anterior; K: dos 2FIII y dos 3FIII del tercer dedo; L: pisiforme izquierdo, ectocuneiforme izquierdo, magnum izquierdo, escafoide o navicular del carpo izquierdo, pequeño cuneiforme izquierdo. Restos de Kamac Mayu: M: McIII derecho; N: occipital; O: tibia derecha en vista posterior; P: tibia derecha en vista anterior. Escala = 5 cm.

Hippidion saldiasi postcranial bones from Betecsa 1 and Kamac Mayu site. A: vertebral column remains; B: right humerus; C: left radius + ulnae; D: left radius, anterior view; E: right femur, anterior view; F: right femur, posterior view; G: left and right McIII proximal articulation; H: left and right McIII anterior view; I: right tibia, anterior view; J: right tibia, posterior view; K: two 2PhII and two 3PhIII from third finger; L: left pisiform, ectocuneiform, magnum, navicular and cuneiform. Kamac Mayu remains: M: right McIII; N: occipital; O: right tibiae, posterior view; P: right tibiae, anterior view. Scale = 5 cm.

De la extremidad distal anterior se recuperaron metacarpianos correspondientes McII, McIII y McIV derechos e izquierdos, también todos presentan restos de artritis sobre sus bordes y los dedos laterales se encuentran soldados al dedo central ([Tabla 4](#), [Fig. 3G-H](#)). Mientras que de las extremidades posteriores solo disponemos de los calcáneos y astrágalos derechos e izquierdos bien conservados y con restos de artritis ([Tabla 4](#), [Fig. 3H](#)). Además hay dos 2FIII y dos 3FIII bien conservadas e indistinguibles si son anteriores o posteriores e izquierdas o derechas ([Tabla 4](#), [Fig. 3K](#)). De los huesos del carpo y tarso se recuperaron dos ectocuneiformes derecho e izquierdo cuyas dimensiones máximas son, respectivamente, 13 y 12 de altura externa, 40,5 x 36,3 y 41,3 x 35,6 de la extremidad proximal y 42,8 x 34,2 y 42,8 x 34,8 de la extremidad distal; un pequeño cuneiforme cuyas dimensiones máximas son 33,6 x 19,2 x 15,6; el magnum izquierdo cuyas dimensiones son: altura externa 19,1, longitud transversal y anchura anteroposterior proximal 38,8 x 35,6 y distalmente 39 x 32,4, respectivamente; el escafoide derecho cuyas dimensiones máximas son 41,2 x 28,4 x 28,2; el pisiforme izquierdo cuyas dimensiones máximas son 45 x 29,2 x 16,5, respectivamente ([Fig. 3L](#)).

TABLA 4

Dimensiones de los huesos de la parte distal de las extremidades de *Hippidion saldiasi* de Betecsa I y Kamac Mayu (Calama, Segunda Región de Chile), depositados en las colecciones de la Universidad Internacional SEK, Santiago de Chile. Nomenclatura siguiendo las normas recomendadas en la "Hipparion Conference" (Eisenmann et al. 1988).

Las dimensiones están expresadas en mm

Hippidion saldiasi bone measurements of the distal extremities from Betecsa I and Kamac Mayu (Calama, Second Región of Chile), stored at the Internacional University SEK, Santiago de Chile. Codes following the "Hipparion Conference" (Eisenmann et al. 1988). Dimensions in mm

Metacarpo	Localidad	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	16	
MclI izq	Betecsa I	113		17	10,7												
MclII izq	Betecsa I	176	172,3	35,3	24,5	47	32	38,2	13,5	9	51	46,5	33,6	25,3	29,5	9	
MclV izq	Betecsa I	111,3		20	12,6												
MclI der	Betecsa I	118		17	11,6												
MclII der	Betecsa I	178	173	35	25	47	39,9	-	12,5	8	52	47	34,2	26,5	31	5	
MclV der	Betecsa I	109,5		20	13												
MclII der	Kamac Mayu	173	167,5	34	23	48,5	39,5	-	14,5	-	50	45	32,1	24,6	29,5	-	
Astrágalo				AS1		AS2		AS3		AS4		AS5		AS6		AS7	
Derecho	Betecsa I			55		57,9		31		59		47,7		34		49,5	
Izquierdo	Betecsa I			57		59		31		58,5		48		34		50	
Calcáneo				CAL1		CAL2		CAL3		CAL4		CAL5		CAL6		CAL7	
Derecho	Betecsa I			101		59		18		31		47		57,3		44	
Izquierdo	Betecsa I			100,5		61,9		18,3		31		48		56		42,5	
Falanges				FAL1		FAL2		FAL3		FAL4		FAL5		FAL6			
2FIII	Betecsa I			46		34		42		49,5		31,8		42,3			
2FIII	Betecsa I			46		35		41		50		31		42			
Falanges		FAL1		FAL2		FAL3		FAL4		FAL5		FAL6		FAL7		FAL8	
3FIII	Betecsa I	57		53,5		61		46,5		25		44,5		53		192	
3FIII	Betecsa I	55		53		62		46		26		45		55		205	

De la localidad de Kamac Mayu solo disponemos de una tibia derecha (Figs. 30-3P), un McIII (Fig. 3M) y un fragmento del occipital (Fig. 3N); la tibia está completa y es algo más larga que las de Betecsa 1; el McIII derecho tiene la articulación proximal algo alterada, el resto del McIV está muy roto pero su huella sobre McIII es de una longitud de 110 y el McII no está completo pero tiene una longitud de 111 (dimensiones en Tablas 3 y 4).

Resultados del análisis discriminante

En estudios previos (Alberdi & Prado 2004) hemos señalado que los elementos esqueléticos que permiten una correcta determinación de las especies de *Hippidion* son los McIII, MtII y las 1FIII. Entre los restos analizados solo contamos con tres restos de McIII, dos procedentes de Betecsa 1 y uno de Kamac Mayu. Estos restos han sido comparados con los mismos huesos procedentes de otras localidades de América del Sur, mediante el análisis discriminante de 34 ejemplares. Los materiales objetos de este estudio se agrupan entre los ejemplares determinados previamente como *Hippidion saldiasi* al 100 % (Fig. 4), y el conjunto de los casos agrupados previamente resultan clasificados correctamente el 93,5 % (Tabla 5).

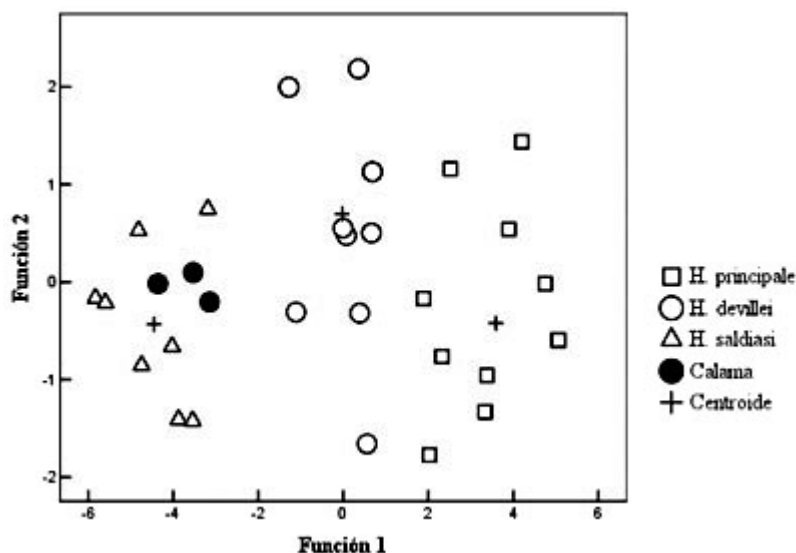


Fig. 4:
Análisis discriminante de los McIII de *Hippidion saldiasi* de Betecsa 1 y Kamac Mayu en relación con los metacarpianos de las distintas especies de *Hippidion* de América del Sur.

Hippidion saldiasi McIII discriminant analysis from Betecsa 1 and Kamac Mayu sites compared with other *Hippidion* species from South America.

TABLA 5

Clasificación resultante del análisis discriminante realizado sobre 34 MCIII procedentes de distintas localidades de América del Sur. Los grupos son: *H. principale* (1), *H. devillei* (2), e *H. saldiasi* (3). Los casos desagrupados corresponden a los ejemplares de Betecsa 1 (2 metacarpianos) y de Kamac Mayu (1 metacarpiano). Los casos agrupados originalmente están bien clasificados en un 93,5 % de los casos y mediante validación cruzada en un 80,6 % de los casos

Results of discriminant analysis on 34 MCIII from several South American localities. The groups are: *H. principale* (1), *H. devillei* (2), and *H. saldiasi* (3). Ungrouped cases correspond to Betecsa 1 (two metacarpals) and Kamac Mayu (one metacarpian) remains. The previous correct identification gets a 93.5 % cases and cross-validation a 80.6 % of cases

			Grupo de pertenencia pronosticado						
			Grupo	1	2	3	Total		
Etiqueta de grupo	Original	Recuento	1	11	0	0	11		
			2	0	14	2	16		
			3	0	0	4	4		
			Casos desagrupados	0	0	3	3		
		%	1	100	0	0	100		
			2	0	87,5	12,5	100		
			3	0	0	100	100		
			Casos desagrupados	0	0	100	100		
		Etiqueta de grupo	Validación cruzada	Recuento	1	11			11
					2	1	12	3	16
					3	0	2	2	4
					%	1	100	0	0
	2			6,3	75,5	18,8	100		
	3			0	50	50	100		

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La situación sistemática de los hippidiformes sudamericanos ha sido motivo de numerosos trabajos en las últimas dos décadas. A lo largo de estos años ha persistido una controversia entre dos de los autores (MTA y JLP) y Bruce MacFadden sobre la validez del género *Onohippidium* y la utilidad desde el punto de vista sistemático de la morfología de fosa preorbital dorsal (DPOF). Los trabajos de Alberdi (1987), Alberdi & Prado (1993, 1998) y Prado & Alberdi (1996) concluyen que *Hippidion* es el único género válido y sería endémico de América del Sur. En este género se incluyen tres especies: *H. principale*, *H. devillei* y *H. saldiasi*, diferenciadas prácticamente por su tamaño. Esto se basa en estudios morfológicos y biométricos. La mayoría de los caracteres morfológicos de *Hippidion*, como son los caracteres primitivos de la dentición, la retracción del nasal y presentar el esqueleto apendicular masivo son similares en todos los restos de hippidiformes encontrados en América del Sur. Los análisis multivariados confirman lo que indican los rasgos morfológicos y permiten separar las tres especies.

MacFadden (1997), sin embargo, considera que deben ser válidas tanto *Hippidion* como *Onohippidium*. Este último género fue nominado por Moreno (1881) sobre la base de la presencia de DPOF. La respuesta de MacFadden (1998) a nuestra réplica sobre su reivindicación del género *Onohippidium* se redujo a decir que si no se acepta la utilidad de la forma y tamaño de la DPOF en la taxonomía de los hippidiformes, tienen razón Alberdi & Pardo (1998) y entonces es cierto que solo hay un género: *Hippidion*; pero si se acepta la utilidad del carácter DPOF en los estudios morfológicos de los équidos, entonces tiene razón MacFadden (1998). A nuestro

entender, la morfología del cráneo, la dentición y el esqueleto en los ejemplares analizados es la misma, el tamaño también es el mismo y solo varía la zona de la base del nasal ligada precisamente a la presencia o no de la fosa. El hecho de que haya otro grupo de animales que presentan estructuras similares en los machos ligadas al dimorfismo sexual nos inclina a pensar en la posibilidad de que en este grupo se diera algún comportamiento parecido que pudiera representar un cierto dimorfismo sexual o estar ligado a algún factor ambiental.

Determinación taxonómica

Los caracteres morfológicos dentales de este ejemplar son similares a los de las distintas especies del género *Hippidion* que se diferencian entre ellas por la talla y las variables morfométricas de las extremidades. El individuo de Betecsa 1 corresponde a un animal viejo, lo cual queda claramente reflejado en las figuras de la superficie oclusal de los dientes, bastante perdidas (Fig. 2E). En el caso del cráneo en estudio, y debido a que le falta toda la parte posterior del mismo, no disponemos de todos sus parámetros (Tabla 1), sin embargo, el ejemplar tiene el aspecto de los cráneos grandes. La longitud del hocico es 125,5 (1) y su anchura 77 (15), más corto y más ancho que los cráneos de *H. principale* conocidos hasta ahora. No se conocen ejemplares craneales completos ni de *H. devillei* ni de *H. saldiasi* (Tabla 1).

La DPOF de este ejemplar parece de tamaño medio y subtriangular-ovalada (Fig. 2A), más pequeña que la de la mayoría de los restos de *H. principale* que presentan DPOF, y no presenta ninguna subdivisión. La retracción del nasal sobrepasa, en línea, la parte distal del DPOF. En nuestra opinión los caracteres morfológicos apuntados más arriba pueden estar relacionados con la edad del individuo ya que uno de nosotros (MTA) hemos observado en algunos grupos de équidos (*Hippariori*) como por ejemplo la forma de la DPOF varía con la edad.

En su conjunto, los restos de Betecsa 1 y Kamac Mayu por la morfología y acortamiento de sus extremidades son asignables a *Hippidion saldiasi*. El análisis discriminante de los metacarpianos confirma esta identificación.

Locomoción

En general las especies de *Hippidion* son más robustas y presentan una adaptación a las llanuras abiertas menos clara que en las especies de *Equus* (*Amerhippus*). Las extremidades de *Hippidion* son en comparación con las de *Equus* (*Amerhippus*) más cortas en longitud y con un cierto ensanchamiento transversal, que les da un aspecto más corpulento. Este acortamiento está más acusado en la parte distal de las extremidades (metápodos y falanges). En general estas formas presentan los metápodos de los dedos segundo y cuarto soldados al metápodo del tercer dedo y con un grado de reducción de los mismos menor. Dicha morfología guarda una estrecha relación con el tipo de habitat particular de cada especie. En consecuencia, esto indicaría que en líneas generales *Equus* (*Amerhippus*) es comparativamente más cursorial que *Hippidion*. Entre estos últimos, *Hippidion saldiasi* es una forma más robusta en comparación con *Hippidion devillei* si bien, en general, todos los representantes de este género se caracterizan por su robustez.

Otro carácter que permite inferir diferencias entre *Equus* (*Amerhippus*) e *Hippidion* a nivel de sus adaptaciones a diferentes ambientes es la morfología de la región naso-maxilar. En *Hippidion* esta región es más estrecha, con fosas preorbitales en distinto grado de desarrollo según las poblaciones y una hendidura nasal retraída posteriormente, con escaso o nulo desarrollo de cornetes nasales que indicaría una adaptación a ambientes más cerrados, tipo parque o estepas arbóreas.

Dieta

Como regla general, los ecólogos asocian en la actualidad a los herbívoros con dientes de corona baja con formas ramoneadoras (por ejemplo cérvidos) y a los que poseen coronas altas con formas pastadoras (por ejemplos los caballos). Un gran número de estudios previos han demostrado que la relación de los isótopos del carbono del esmalte y los huesos pueden ser utilizados para obtener información sobre la dieta de los herbívoros fósiles (Sánchez et al. 2004). Esta relación de los isótopos del carbono se vincula con los distintos tipos de plantas de las que se alimentan los herbívoros. Estas plantas terrestres se las puede agrupar según el tipo de vía fotosintética que realicen sus células en tres tipos: (i) plantas C3 que son los árboles, arbustos, matorrales y los pastos de altas latitudes y de zonas elevadas por encima de los 3.000 m de altitud. Representan el 85 % de la biomasa terrestre y son las que utilizan el ciclo de Calvin en su fotosíntesis; (ii) plantas C4 son los pastos tropicales y subtropicales. Representan en la actualidad el 10 % de la biomasa terrestre y son las que utilizan el ciclo de Hatch-Slack; (iii) un tercer tipo denominado CAM (metabolismo ácido de las crasuláceas), que es muy raro en los ecosistemas terrestres y solo lo realizan las plantas suculentas. No obstante, según Villagran et al. (1981) en la zona del desierto de Atacama la diversidad de especies es más baja debido precisamente al desierto y por encima de 3.000 m (3.150-3.800 m) las cactáceas y algunas plantas C4 serían dominantes. Las vías fotosintéticas denominadas del C3 y C4 fraccionan los isótopos del carbono en diferentes grados; las plantas C3 y C4 tienen valores de $\delta^{13}\text{C}$ que varían desde -22 ‰ hasta -30 ‰, y desde -10 ‰ hasta -14 ‰ respectivamente (Cerling et al. 1993). La diferencia de la relación de abundancia en un compuesto natural se mide respecto a la misma relación en un estándar asignado (PDB), indicado con la letra δ y definido como: $\delta^{13}\text{C} \text{ (en ‰)} = \left[\left(\frac{^{13}\text{C}/^{12}\text{C}}{^{13}\text{C}/^{12}\text{C}} \right)_{\text{muestra}} / \left(\frac{^{13}\text{C}/^{12}\text{C}}{^{13}\text{C}/^{12}\text{C}} \right)_{\text{estandar}} - 1 \right] \times 1000$. En consecuencia la composición del isótopo del carbono del esmalte de los dientes refleja la composición de la dieta de los mamíferos herbívoros con respecto a las plantas C3/C4. Cuando los mamíferos se alimentan de estas plantas se produce un aumento de $\delta^{13}\text{C}$ en sus tejidos esqueléticos del orden de 14 ‰ (Cerling & Harris 1999).

MacFadden & Shockey (1997) analizan las dietas de los herbívoros de la localidad de Tarija (Bolivia). Estos autores sugieren que las especies de *Hippidion* en Tarija son más de dieta mixta y la especie de *Equus* (*Amerhippus*) prefiere pastos C4. Nuestros datos preliminares, entre los que incluimos materiales de *Equus* (*Amerhippus*) *santaeelenae* de Ecuador, *Equus* (*Amerhippus*) *neogeus* de la provincia de Buenos Aires, *Equus* (*Amerhippus*) *insulatus* de Ecuador y *Equus* (*Amerhippus*) *andium* de Ecuador, presentan una gran homogeneidad, indicando una dieta mixta. Solamente los ejemplares de *Equus* (*Amerhippus*) *santaeelenae* de Ecuador indican una dieta de pastos C4 (Sánchez et al. en prensa). Los datos de *Hippidion* de distintos niveles estratigráficos de la provincia de Buenos Aires indican una dieta mixta entre pastos C3 y C4 (Sánchez et al. 2006).

El $\delta^{13}\text{C}$ del ejemplar de Betecsa 1 presenta un valor típico de formas que se alimentan de pastos estrictamente C3. El valor del $\delta^{13}\text{C}$ en hueso fue de -15,45 y el valor en esmalte de diente fue de -16,68. Estos valores tan negativos muy posiblemente se deban a la altitud a la que se encuentra la zona de Calama (2.250 m de altitud), ya que todas las plantas que se encuentran por encima de los 3.000 m de altitud son C3.

Otra explicación alternativa que nos fue sugerida por una de los revisores es que estos valores tan negativos para esta latitud podrían estar asociados al consumo de plantas acuáticas. Recientemente, Latorre et al. (2002) y Rech et al. (2002) han reinterpretado los depósitos con tufas y diatomitas como producto de antiguos humedales no lacustres, estos autores describen una fase húmeda entre 16 Ka y 10

Ka para la región de Atacama central. Independientemente de que nuestras dataciones dan una fecha próxima al UMG, la hipótesis del consumo de plantas acuáticas relacionadas a estos humedales no puede ser descartada.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer a la arqueóloga Nuriluz Hermosilla por facilitarnos el estudio del material y su apoyo constante en esta investigación, realizada en el marco del proyecto de Monitoreo Arqueológico Permanente de Nawel Consultores. Asimismo, agradecemos a la Universidad Internacional SEK, de Santiago de Chile, en especial al arqueólogo Andrés Troncoso por la infraestructura facilitada. Especial agradecimiento a la Dra. Isabel Cartajena por su constante apoyo a esta investigación. Queremos agradecer también a Bruce J. MacFadden y a un revisor anónimo sus comentarios y sugerencias que han mejorado considerablemente el trabajo. Este trabajo ha sido posible gracias a diversos Proyectos de Investigación conjunta con Iberoamérica (Convenio bilateral CONACIT-CSIC 1999-2000; AECI 2000-2002) y PB97-1250, BTE2001-1684 y CGL2004-00400/BTE de la DGICYT, España, así como los subsidios de la SECYT-UNC, PICTO 04-11503 y PID-CONICET al INCUAPA, Argentina.

LITERATURA CITADA

ALBERDI MT & D FRASSINETTI (2000) Presencia de *Hippidon* y *Equus* (*Amerhippus*) (Mammalia, Perissodactyla) y su distribución en el Pleistoceno Superior de Chile. Estudios Geológicos (España) 56: 279-290.

ALBERDI MT & JL PRADO (1992) El registro de *Hippidion* Owen, 1869 y *Equus* (*Amerhippus*) Hoffstetter, 1950 (Mammalia, Perissodactyla) en América del Sur. Ameghiniana 29: 265-284.

ALBERDI MT & JL PRADO (1993) Review of the genus *Hippidion* Owen, 1869 (Mammalia: Perissodactyla) from the Pleistocene of South America. Zoological Journal Linnean Society 108: 1-22.

ALBERDI MT & JL PARDO (1998) Comments on: Pleistocene horses from Tarija, Bolivia, and validity of the genus *Onohippidium* (Mammalia: Equidae), by B.J. MacFadden. Journal of Vertebrate Paleontology 18: 669-672.

ALBERDI MT & JL PRADO (2004) Los caballos fósiles de América del Sur. Una historia de 3 millones de años. Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires, INQUAPA Serie monográfica (Argentina) 3. 269 pp.

ALBERDI MT & A PRIETO (2000) *Hippidion* (Mammalia, Perissodactyla) de las Cuevas de las provincias de Magallanes y Tierra de Fuego. Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Humanas (Chile) 28: 147-171.

ALBERDI MT, M ZARATE & JL PRADO 2001. Presencia de *Hippidion principale* en los acantilados costeros de Mar del Plata (Argentina). Revista Española de Paleontología 16: 1-7.

- ALBERDI MT, C CARTELLE & JL PRADO (2003) El registro Pleistoceno de *Equus* (*Amerhippus*) e *Hippidion* (Mammalia, Perissodactyla) de Brasil. Consideraciones paleoecológicas y biogeográficas. *Ameghiniana* (Argentina) 40: 173-196.
- CASAMIQUELA RM (1999) The Pleistocene vertebrate record of Chile. *Quaternary of South America & Antarctic Peninsula* (Argentina) 7: 91-107.
- CERLING TE & JM HARRIS (1999) Carbon isotope fractionation between diet and bioapatite in ungulate mammals and implications for ecological and paleoecological studies. *Oecologia* 120: 347-363.
- CERLING TE, Y WANG & J QUADE (1993) Expansion of C4 ecosystems as an indicator of global ecological change in the Late Miocene. *Nature* 361: 344-45.
- CHONG DÍAZ D & A JENSEN (2004) Informe geológico del sitio de hallazgo de restos de vertebrados en el sector urbano de la ciudad de Calama, sector de Kamac Mayu. Antofagasta, Chile. 5 pp.
- EISENMANN V, MT ALBERDI, C DE GIULI & U STAESCHE (1988) Studying fossil horses. E.J. Brill, Leiden, The Netherlands. 72 pp.
- FRASSINETTI D & MT ALBERDI (2001) Los macromamíferos continentales del Pleistoceno superior de Chile: reseña histórica, localidades, restos fósiles, especies y dataciones conocidas. *Estudios Geológicos* (España) 57: 53-69.
- LATORRE C, JL BETANCOURT, KA RYLANDER & J QUADE (2002) Vegetation invasions into Absolute Desert: A 45,000-Yr Rodent Midden Record from the Calama-Salar de Atacama Basins, Northern Chile (22-24° S). *Geological Society of America Bulletin* 114: 349-366.
- LÓPEZ PG & RO LABARCA (2005) *Macrauchenia* (Litopterna), *Hippidion* (Perissodactyla), Camelidae y Edentata en Calama (II Región): comentarios taxonómicos y tafonómicos. *Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural* (Chile) 355: 7-10.
- MACFADDEN BJ & BJ SHOCKEY (1997) Ancient feeding ecology and niche differentiation of Pleistocene mammalian herbivores from Tarija, Bolivia: morphological and isotopic evidence. *Paleobiology* 23: 77-100.
- MARCUS LF (1990) Traditional morphometrics. En: Rohlf FJ & FL Bookstein (eds) *Proceedings of the Michigan morphometrics workshop*: 78-122. University of Michigan, Museum of Zoology, Special Publication, Ann Arbor, Michigan, USA.
- MARSHALL LG, RF BUTLER, RE DRAKE & GH CURTIS (1982) Geochronology of type Uquian (Late Cenozoic) Land Mammal Age, Argentina. *Science* 216: 986-989.
- PRADO JL, MT ALBERDI & MA REGUERO (1998) El registro más antiguo de *Hippidion* Owen, 1869 (Mammalia, Perissodactyla) en América del Sur. *Estudios Geológicos* (España) 54: 85-91.
- RECH JA, J QUADE & JL BETANCOURT (2002) Late Quaternary paleohydrology of the central Atacama Desert (22-24°S), Chile. *Geological Society of America Bulletin* 114: 334-348.

REYMENT RA (1991) Multidimensional paleobiology. Pergamon Press, Oxford, United Kingdom. 416 pp.

ROTH S (1899) El mamífero misterioso de la Patagonia *Grypotherium domesticum*. II. Descripción de los restos encontrados en la Caverna de Ultima Esperanza. Revista del Museo de La Plata (Argentina) 9: 421-453.

SANCHEZ B, JL PRADO & MT ALBERDI (2004) Feeding ecology, dispersal, and extinction of South American Pleistocene gomphotheres (Gomphotheriidae, Proboscidea). Paleobiology 30: 146-161.

SÁNCHEZ B, JL PRADO & MT ALBERDI (2006) Ancient feeding, ecology and extinction of Pleistocene horses from the Pampean region (Argentina). Ameghiniana (Argentina) 43: 427-436.

VANDERGOES MJ, RM NEWNHAM, F PREUSSER, CH HENDY, TV LOWELL, SJ FITZSIMONS, AG HOGG, HU KASPER & C SCHLÜCHTER (2005) Regional isolation forcing of Late Quaternary climate change in the southern hemisphere. Nature 436: 242-245.

VILLAGRÁN C, JJ ARMESTO & MT KALIN ARROYO (1981) Vegetation in a high Andean transect between Turi and Cerro León in northern Chile. Vegetatio 48: 3-16.

WEBB SD (1991) Ecogeography and the great American interchange. Paleobiology 17: 266-280.

Editor Asociado: Claudio Latorre

Recibido el 26 de mayo de 2006; aceptado el 11 de diciembre de 2006